Vestnik zoologii, **36**(3): 45–54, 2002

УДК 599.472.4 : 591.53

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИТАНИЯ КУНИЦ РОДА *MARTES* В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ

А. В. Михеев

Днепропетровский национальный университет, ул. Научная 13, Днепропетровск, 49050 Украина
E-mail: zoolog@hello.dsu.dp.ua

Получено 16 октября 2001

Сравнительная характеристика питания куниц рода *Martes* в лесных экосистемах степной зоны Украины. Михеев А. В. — Приводятся сравнительные данные по питанию куниц каменной и лесной в условиях совместного обитания. Определена трофическая ниша каждого вида по различным группам пищевых объектов. На основе расчета степени перекрывания трофических ниш показана возможность сосуществования двух видов без конкурентного исключения.

Ключевые слова: куница каменная, куница лесная, *Martes* sp., трофическая ниша, лесные экосистемы, экология.

Comparative Characteristics of Genus *Martes* Diet in Forest Ecosystems of Ukraine Steppe Zone. Mikheyev A. V. — Data on diet of stone and pine marten under conditions of mutual inhabitance were presented. Comparison of quality and quantity parameters of diet range were conducted. Trophic niche breadth of each species by different food objects groups were determined. On the base of trophic niches overlap calculation the possibility of two species coexistence without competitive expulsion were shown.

Key words: stone marten, pine marten, *Martes* sp., trophic niche, forest ecosystems, ecology.

Введение

Исследование трофики хищных млекопитающих представляет особый интерес в силу занимаемого этими животными положения в природных экосистемах; в полной мере это относится к куницам рода *Martes* Pinel, 1792. На территории Украины род представлен 2 видами: каменной (*M. foina* Erxleben, 1777) и лесной (*M. martes* Linnaeus, 1758) куницами.

Экология обоих видов достаточно хорошо изучена в различных частях ареалов в пределах бывшего СССР (Насимович, 1948; Новиков, 1956, 1962; Язан, 1962; Данилов, Ивантер, 1967; Бакеев, 1973; Граков, 1973, 1981; Насимович, Абеленцев, 1973; Сержанин, 1973; Лобачев, 1973; Рябов, 1977; Терновский, 1977; Ватолин, 1979; Жилин, 1979; Морозов, 1979; Полежаев, 1979; Кочкарев, 1986; Коротаев, 1986 б; Рябов, Синельников, 1987). Перекрывание ареалов 2 видов куниц отмечено лишь на территории Украины и Молдовы, а также на Кавказе (Бобринский и др., 1965). В Украине популяции куницы лесной и белодушки изучены как составная часть фауны хищных млекопитающих (Абеленцев, 1973 а, б; Болденков, Крайнев, 1979; Полушина, 1979; Сулик, 1979; Гулай, 1990; Полушина и др., 1986).

Данные о питании 2 видов приводятся в работах вышеуказанных авторов наряду с другими аспектами экологии. Более полно характер трофической роли куниц в различных экосистемах раскрыт в специальных исследованиях, большинство из которых посвящено прежде всего кунице лесной (Донауров и др., 1938; Грибова, 1956; Жилин, 1979; Насекомоядные..., 1979; Добролюбов, 1980; Вейнберг, 1986; Коротаев, 1986 а; McDonald, 1999). Отмечается, что рацион обоих видов довольно сходен по составу и количеству потребляемой пищи и включает в себя значительное число объектов растительного происхождения и беспозвоночных животных (главным образом — насекомых). Основу питания составляют различные группы позвоночных животных, среди которых доминируют мелкие млекопитающие, в первую очередь грызуны (Добролюбов, 1980; Коротаев, 1986 б). В питании белодушки, тяготеющей к поселениям человека, отмечаются яйца и молодь домашней птицы, а также синантропные виды грызунов (мышь домовая, крыса серая); для рациона этого вида характерна более значительная доля растительных кормов по сравнению с таковым у куницы лесной (Абеленцев, 1973 а; Comparison..., 1989).

Обзор литературных источников свидетельствует о том, что при достаточно высокой степени изученности трофики куниц крайне мало исследований, посвященных сравнительному анализу их

питания в условиях совместного обитания; имеющиеся немногочисленные работы такого плана относятся к районам перекрывания ареалов двух видов в Воронежской обл. (Рябов, 1976), на Кавказе и в Западной Европе (Жилин, 1979; Добролюбов, 1980; Вейнберг, 1986; Comparison..., 1989). Это обстоятельство отмечается в некоторых обзорных работах (Межжерин и др., 1985): при значительном внимании экологов именно к вопросам трофики, в качестве объекта изучения, как правило, выступает какой-либо один вид животных; при этом близкие в таксономическом отношении виды редко вовлекаются в трофологические исследования.

Наши исследования поводились в лесных экосистемах среднего течения р. Самара (Новомосковский р-н Днепропетровской обл.); расположенный здесь Самарский лес является наиболее крупным лесным массивом Днепропетровской области и вместе с тем — самым южным форпостом естественного произрастания сосны. Куница лесная населяет здесь пойменные лесные массивы, пристенные леса и аренные боры (Фауна позвоночных..., 1984). Куница каменная может встречаться практически в тех же стациях, кроме того — в байрачных лесах и искусственных лесных массивах, но главным образом — по соседству с поселениями человека.

Материал и методы

Материал для настоящей работы собирали в течение летних полевых сезонов 1998–1999 гг. на базе Присамарского биосферного стационара Комплексной экспедиции Днепропетровского университета. Объем собранного материала составлял для куниц каменной и лесной 100 и 118 образцов соответственно.

Изучение питания куниц проводили копрологическим методом. Пищевые объекты рассматривались раздельно по 3 группам: растительная пища, беспозвоночные и позвоночные животные. Частоту встречаемости каждого объекта определяли от общего числа всех объектов, обнаруженных в выборке, а не от количества экскрементов, содержащих этот объект. На основе литературных и собственных данных ориентировочно рассчитывали первоначальный средний вес съеденного объекта и определяли соотношение биомассы относительно других объектов.

Ширину трофической ниши оценивали как индекс разнообразия системы потребляемых пищевых ресурсов с помощью энтропийной формулы Шеннона (Pielou, 1972).

Оценка степени перекрывания трофических ниш проводилась на основе следующих показателей (Песенко, 1982):

1) качественное сходство объектов питания — по формуле Чекановского–Съеренсена;

2) количественное сходство — по формуле: $I=[\sum\min(p_i, p_k)]100\%$, где $\min(p_i, p_k)$ — минимальное из двух значений частоты встречаемости каждого объекта в сравниваемых выборках. Как отмечается в ряде исследований (Alatalo et al., 1979; Ricklefs et al., 1980), данная форма записи индекса Чекановского–Съеренсена отвечает всем требованиям при определении степени перекрывания экологических ниш.

Результаты и обсуждение

Качественная и количественная характеристика питания. Как уже отмечалось, спектр питания исследованных видов в условиях лесных экосистем степной зоны Украины включает в себя объекты растительного происхождения, беспозвоночных и позвоночных животных. В общей сложности в рационе 2 видов куниц отмечено 30 различных растительных объектов (табл. 1). Главным образом, это плоды деревьев и кустарников, а также многочисленные виды травянистых растений, далеко не все из которых удалось точно определить. В эту же группу нами отнесены такие пищевые объекты, как мхи и грибы. В последнем случае определение видовой принадлежности также представляет некоторое затруднение; можно лишь отметить, что куницами поедаются как съедобные трубчатые грибы, так и различные виды трутовиков. Низкая встречаемость некоторых растительных объектов позволяет судить о них как о добываемых случайно (возможно, при охоте на млекопитающих).

В рационе куницы каменной зарегистрировано 18 растительных объектов (60% общего списка). Предпочитаемыми являются различные виды травянистой растительности, листья деревьев и кустарников, плоды груши, яблони и терна. Для питания лесной куницы характерными являются 19 объектов (63,33%). Наиболее часто встречаются листья и кора деревьев и кустарников, а также травянистые растения.

Список беспозвоночных животных, характерных для питания куниц, более обширен и состоит из 51 объекта (табл. 2). Подавляющее большинство их отно-

Таблица 1. Объекты растительного происхождения в питании куниц каменной и лесной (от общего количества и общей биомассы)

Table 1. Vegetation objects in stone and pine marten diet (of total number and biomass)

Объект питания	Встречаемость, %		Биомасса, %	
	M. foina	*M. martes*	*M. foina*	*M. martes*
Василек (*Centaurea* sp.)	–	0,56	–	0,09
Побеги кустарников (н/о)	7,06	5,62	0,35	1,08
Виноград (*Vitis vinifera*)	1,18	–	0,14	–
Вишня (*Cerasus vulgaris*)	1,18	–	0,29	–
Воловик (*Anchusa officinalis*)	–	0,56	–	0,06
Вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*)	4,71	–	0,13	–
Гравилат городской (*Geum urbanum*)	–	1,12	–	0,13
Гриб (н/о)	1,18	2,25	0,67	5,03
Груша (*Pyrus communis*)	15,29	6,18	65,48	77,57
Земляника (*Fragaria vesca*)	–	2,81	–	4,04
Травянистая растительность (н/о)	20,00	22,47	0,65	2,87
Кора деревьев и кустарников (н/о)	4,71	20,79	0,23	4,24
Листья деревьев и кустарников (н/о)	17,65	23,03	0,72	3,68
Льнянка (*Linaria genistifolia*)	–	0,56	–	0,06
Мох (*Polytrichum commune*)	–	1,69	–	0,27
Окопник (*Symphytum officinale*)	–	0,56	–	0,06
Подсолнечник (*Helianthus annus*)	4,71	–	0,13	–
Просо волосовидное (*Panicum capillare*)	1,18	–	0,03	–
Ряска (*Lemna minor*)	–	1,12	–	0,09
Слива (*Prunus domestica*)	1,18	–	1,44	–
Сосна (хвоя) (*Pinus sylvestris*)	1,18	6,74	0,01	0,22
Терн (*Prunus spinosa*)	7,06	–	10,36	–
Тимофеевка луговая (*Phleum pratense*)	1,18	–	0,03	–
Торилис японский (*Torilis* sp.)	–	1,12	–	0,13
Фиалка (*Viola odorata*)	–	1,69	–	0,27
Шилолист полевой (*Polycnemum arvense*)	1,18	–	0,03	–
Шиповник (*Rosa canina*)	2,35	–	0,29	–
Эспарцет (*Onobrychis tanaitica*)	–	0,56	–	0,06
Эхинопс (*Echinops* sp.)	–	0,56	–	0,06
Яблоня (*Malus domestica*)	7,06	–	19,00	–

сится к насекомым, прежде всего к жестко- и перепончатокрылым. В рационе куницы каменной зарегистрирован 21 объект (41,18% общего списка), в рационе лесной — 34 объекта (66,67%).

Примерно одинаковая степень встречаемости различных объектов в выборках по каждому виду позволяет сделать вывод, что добывание беспозвоночных животных является практически всегда случайным; исключением являются лишь немногие объекты, высокая встречаемость которых позволяет рассматривать их в качестве предпочтительных. Для куницы каменной таковыми являются медведка, личинки двукрылых (*Musca* sp.), гусеницы совок (*Noctuidae* sp.), навозник обыкновенный, а также черепашка вредная.

Доминирующим объектом питания для куницы лесной являются гнездящиеся на ветвях деревьев и кустарников осы; значительная частота встречаемости характерна также для рыжих лесных муравьев. При этом следует заметить, что в данном случае высокое долевое участие этих объектов в рационе зверьков связано, скорее всего, не с предпочтением их в качестве пищевых объектов, а с общественным характером жизни этих насекомых, что позволяет хищнику поедать сразу несколько особей. В частности, осы *Paravespula germanica* добываются целыми гнездами — в некоторых экскрементах куниц нами были обнаружены хитиновые части 12–16 экз. ос.

Из отмеченных для обоих видов хищников 32 трофических объектов из числа позвоночных животных (табл. 3) характерными для белодушки являются 17 (53,13% общего списка), а для лесной — 22 (64,71%). Главным образом, это различные воробьиные птицы и их кладки (в некоторых случаях определение видовой принадлежности оказалось невозможным), а также мелкие млекопи-

Таблица 2. Беспозвоночные животные в питании куниц каменной и лесной (от общего количества и общей биомассы)

Table 2. Invertebrates in stone and pine marten diet (of total number and biomass)

Объект питания	Встречаемость		Биомасса	
	M. foina	*M. martes*	*M. foina*	*M. martes*
Акрида обыкновенная (*Acrida bicolor*)	1,45	–	2,56	–
Бабочка (*Lepidoptera* sp.)	2,90	–	0,62	–
Божья коровка семиточечная (*Coccinella septempunctata*)	–	0,75	–	0,08
Гребляк (*Corixa dentipes*)	–	0,75	–	0,03
Дровосек-кожевник (*Prionus coriarium*)	–	0,75	–	2,51
Дровосек-кожевник (личинка) (*Prionus coriarium*)	–	0,75	–	2,51
Жужелица (*Carabus* sp.)	1,45	1,50	0,93	1,98
Жужелица (личинка) (*Carabus* sp.)	–	0,75	–	0,99
Жужелица (*Harpalus* sp.)	–	1,50	–	0,33
Жужелица (*Ophonus* sp.)	1,45	–	0,19	–
Жук-олень (*Lucanus cervus*)	–	1,50	–	16,50
Златка (*Agrilus biguttatus*)	–	0,75	–	0,20
Калоед (*Onthophagus* sp.)	1,45	–	0,07	–
Клоп-слепняк (*Miridae* sp.)	–	0,75	–	0,03
Комар-долгоножка (*Tipula lunata*)	1,45	–	0,06	–
Корнегрыз (*Rhizotrogus* sp.)	4,35	1,50	4,63	3,30
Кравчик (*Lethrus apterus*)	1,45	–	2,25	–
Ктырь (личинка) (*Asilus* sp.)	2,90	–	0,89	–
Листовертка дубовая (гусеница) (*Tortrix viridana*)	1,45	–	0,62	--
Листоед (*Chrysomela* sp.)	–	0,75	–	0,18
Львинка (*Stratiomys* sp.)	–	1,50	–	0,66
Медведка (*Gryllotalpa gryllotalpa*)	11,59	–	61,72	–
Мертвоед ребристый (*Silpha carinata*)	1,45	–	0,25	–
Мертвоед темный (*Silpha obscura*)	2,90	–	0,37	–
Муравей рыжий лесной (*Formica rufa*)	–	12,03	–	0,26
Муха (личинка) (*Musca* sp.)	15,94	–	1,02	–
Муха-журчалка (*Syrphus* sp.)	–	0,75	–	0,13
Навозник кукурузный (*Pentodon idiota*)	1,45	–	2,31	–
Навозник лесной (*Geotrupes stercorosus*)		5,26	–	13,40
Навозник обыкновенный (*Geotrupes stercorarius*)	10,14	2,26	12,53	5,74
Оленек (*Dorcus parallelopipedus*)	–	1,50	–	6,47
Оса (*Paravespula germanica*)	–	43,61	–	12,44
Плавт (*Naucoris cimicoides*)	–	0,75	–	0,10
Плавунец (*Dytiscus marginalis*)	–	0,75	–	3,63
Плавунец (личинка) (*Dytiscus marginalis*)	–	0,75	–	3,63
Пчела медоносная (*Apis mellifera*)	–	2,26	–	0,94
Пяденица (гусеница) (*Geometridae* sp.)	4,35	–	1,39	–
Ручейник (*Trichoptera* sp.)	–	0,75	–	0,17
Совка (гусеница) (*Noctuidae* sp.)	20,29	–	5,18	–
Стафилин (*Staphylinus* sp.)	–	3,01	–	0,79
Усач черный сосновый (личинка) (*Monochamus gallo-provincialis*)	–	4,51	–	15,05
Хрущ майский западный (*Melolontha melolontha*)	–	0,75	–	3,14
Хрущак темный (*Tenebrio obscurus*)	–	0,75	–	1,65
Хрущик луговой (*Anomala dubia*)	1,45	–	0,62	–
Хрущик садовый (*Phyllopertha horticola*)		0,75	–	0,99
Черепашка вредная (*Eurygaster integriceps*)	8,70	–	1,67	–
Щелкун (*Athous* sp.)	–	0,75	–	0,20
Щелкун (*Agriotes* sp.)	1,45	0,75	0,13	0,14
Щелкун зернистый (*Elater pomonae*)	–	0,75	–	0,14
Щитовка (*Diaspidae* sp.)	–	0,75	–	0,05
Янтарка (*Galba truncatula*)	–	3,01	–	1,65

тающие — насекомоядные и грызуны. Отмечено, что куница лесная способна успешно охотиться на молодняк зайцев-русаков; белодушка употребляет различные животные останки, прежде всего падаль, о чем свидетельствуют некоторые экскременты, состоящие исключительно из размельченной костной ткани.

На примере этой группы трофических объектов в наибольшей степени проявляются качественные отличия в рационе питания сравниваемых видов: для куницы лесной характерно добывание практически исключительно лесных видов, причем как птиц, так и млекопитающих, тогда как список жертв белодуш-

Таблица 3. Позвоночные животные в питании куниц каменной и лесной (от общего количества и общей биомассы)

Table 3. Vertebrates in stone and pine marten diet (of total number and biomass)

Объект питания	Встречаемость, %		Биомасса, %	
	M. foina	*M. martes*	*M. foina*	*M. martes*
Бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus*)	–	3,43	–	0,88
Вертишейка (*Junx torquilla*)	–	0,57	–	0,60
Воробей полевой (*Passer montanus*)	2,88	–	0,78	–
Горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros*)	–	0,57	–	0,31
Горлица (*Streptopelia turtur*)	0,96	–	1,36	–
Дрозд певчий (*Turdus philomelos*)	2,88	1,14	2,21	1,37
Дрозд черный (*Turdus merulus*)	–	2,86	–	6,70
Дубонос (*Coccothraustes coccothraustes*)	0,96	–	0,85	–
Дятел большой пестрый (*Dendrocopos major*)	–	0,57	–	1,72
Заяц-русак (*Lepus europaeus*)	–	0,57	–	25,75
Зеленушка (*Chloris chloris*)	–	0,57	–	0,41
Зяблик (*Fringilla coelebs*)	0,96	–	0,26	–
Конек лесной (*Anthus trivialis*)	9,62	8,57	2,50	5,67
Костная ткань	4,81	–	1,14	–
Крыса серая (*Rattus norvegicus*)	3,85	–	11,81	–
Курица	9,62	–	61,31	–
Лазоревка (*Parus caeruleus*)	–	0,57	–	0,21
Мелкие воробьиные птицы (н/о)	17,31	20,57	4,70	14,68
Мышь домовая (*Mus musculus*)	4,81	–	1,25	–
Мышь желтогорлая (*Sylvaemus tauricus*)	–	1,71	–	1,85
Мышь лесная (*Sylvaemus sylvaticus*)	–	0,57	–	0,48
Овсянка обыкновенная (*Emberiza citrinella*)	1,92	2,86	0,75	2,83
Полевка водяная (*Arvicola terrestris*))	–	0,57	–	3,09
Полевка кустарниковая (*Terricola subterraneus*)	0,96	3,43	0,20	1,85
Полевка рыжая (*Clethrionomys glareolus*)	19,23	36,00	5,45	25,96
Поползень (*Sitta europaea*)	–	0,57	–	0,39
Серая славка (*Sylvia communis*)	–	0,57	–	0,26
Трясогузка желтая (*Motacilla flava*)	0,96	–	0,18	–
Удод (*Upupa epops*)	–	0,57	–	1,20
Яйца мелких воробьиных птиц (н/о)	12,50	12,00	1,16	3,45
Яйцо куриное	5,77	–	4,09	–
Ящерица прыткая (*Lacerta agilis*)	–	1,14	–	0,34

ки формируется в значительной мере за счет видов-синантропов (воробей полевой, горлица, крыса серая, мышь домовая) и домашних животных (цыплята, куриные яйца).

Тем не менее, среди кормовых объектов куницы каменной высокая встречаемость характерна для полевки рыжей, мелких воробьиных птиц и их кладок. Наличие в ее питании таких объектов свидетельствует о том, что хищник не ограничивает свой кормовой участок лишь поселениями человека и сельхозугодьями, а активно использует пищевые ресурсы естественных экосистем. В рационе куницы лесной доминирующими являются практически те же объекты с отличием в величинах долевого участия; вместо молодняка домашней птицы предпочитаемой и легкодоступной добычей для этого хищника становится гнездящийся на земле конек лесной.

Биомасса потребляемых кормов. Рассмотрение пищевого рациона животных с помощью критериев «количество объектов» и «доля объекта от общего количества» позволяет дать лишь частичную характеристику питания, что не всегда совпадает с оценкой роли того или иного кормового объекта для животного-потребителя. Таким образом, корректный ответ на гипотетический вопрос: «что важнее для куницы — десять жуков или две полевки?» может быть получен лишь на основании сравнения биомассы каждого кормового объекта.

Не останавливаясь повторно на качественных особенностях трофических рационов 2 видов, рассмотрим лишь объекты, играющие значительную роль в общей потребляемой биомассе.

Прежде всего нужно отметить, что беспозвоночные животные, несмотря на их значительное видовое разнообразие в сравниваемых рационах, не играют заметной роли в питании куниц, так как составляют менее сотой доли процента от общей потребленной биомассы.

Доля растительной пищи в рационе двух видов почти одинакова — 19% у каменной и 16% — у лесной куниц. Таким образом, основную роль в питании куниц в экосистемах степной зоны Украины играют различные виды позвоночных животных.

Тем не менее, растительная пища представляет собой важный резервный ресурс на случай резкого снижения численности объектов из числа позвоночных животных (Терновский, 1977). Основная доля потребляемой растительной биомассы у куниц приходится на плоды груши. При этом интересно отметить, что белодушкой поедаются плоды культурных сортов из близлежащих садов, а куница лесная довольствуется более мелкими плодами груши-дички, произрастающей в дубравах поймы реки и судубравах на второй песчаной террасе. Кроме того, в питании куницы каменной значительное место занимают плоды культурной яблони и дикорастущего терна.

Из позвоночных животных наиболее привлекательными для белодушки являются цыплята, крысы серые и полевки рыжие. Последние, наряду с зайцем-русаком составляют основу питания и куницы лесной; кроме того, значительное место в рационе этого хищника занимают различные птицы и их кладки (39,8%). В питании куницы каменной этот показатель (за исключением домашней птицы) значительно меньше — 14,75%.

Мелкие млекопитающие (насекомоядные и грызуны) в целом составляют по биомассе 18,71% и 34,11% рациона куниц каменной и лесной соответственно.

Ширина трофической ниши. При потреблении пищевых ресурсов животные ориентируются не на какой-либо отдельный объект питания, а на их группу, включающую в себя объекты разного происхождения. Чем разнообразнее набор доступных кормов, тем выше будет устойчивость отдельной особи и популяции в целом к изменению их количества. Общая характеристика спектра питания в данном случае может быть выражена через описание разнообразия системы пищевых объектов, представленных в рационе исследуемых видов с различной частотой.

Графическая интерпретация рассчитанных значений для отдельных групп пищевых объектов показателя Шеннона как меры ширины трофической ниши представлена на рисунке 1.

Трофические ниши исследуемых видов, с точки зрения частоты встречаемости различных объектов, в целом характеризуются сходными величинами, как по отдельным группам объектов, так и по суммарному значению. Несколько большая ниша куницы каменной определяется, вероятно, наличием в ее рационе плодов культурных растений, домашней птицы и синантропных видов животных.

Разнообразие потребляемых пищевых ресурсов по биомассе различных объектов выглядит несколько иначе. Прежде всего, необходимо отметить заметное сужение ниши у куницы каменной в отношении беспозвоночных и позвоночных животных по сравнению с лесной куницей. Это связано с тем, что распределение биомассы в данном случае характеризуется высокой степенью неравномерности весовых долей отдельных объектов питания, что значительно снижает общее разнообразие рациона. В частности, среди беспозвоночных по биомассе доминирует медведка (61,72% беспозвоночных). Из позвоночных практически

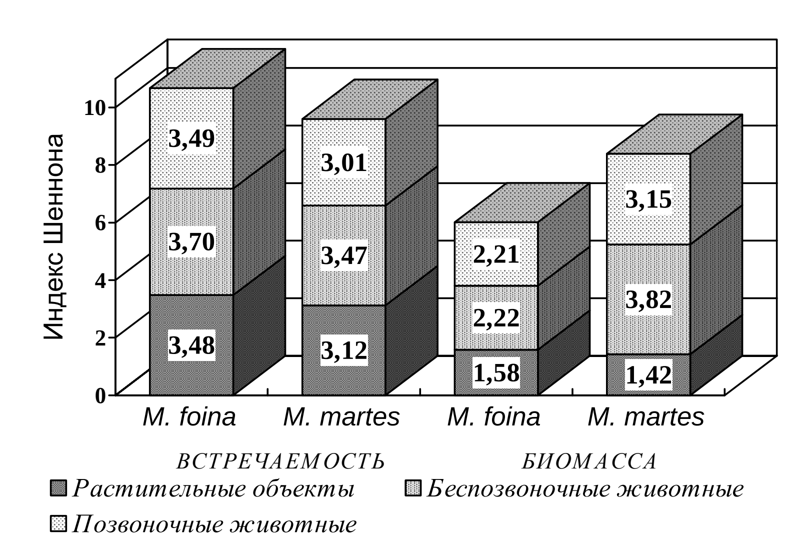


Рис. 1. Ширина трофической ниши куниц каменной и лесной .

Fig. 1. Stone and pine marten trophic niche breadth.

такая же весовая доля (61,31%) характерна для молоди домашней птицы. При этом для куницы лесной самые «весомые» объекты из этой же группы составляют значительно меньшую долю — 25,75–25,96%.

Перекрывание трофических ниш двух видов. При сравнительном рассмотрении трофики нескольких экологически близких видов неизбежно возникает вопрос о степени возникающей между ними конкуренции за общие пищевые ресурсы и о стратегии преодоления тенденции к конкурентному исключению.

Перекрывание трофических ниш изучаемых видов оценивалось по различным параметрам сходства пищевых спектров (табл. 4). Сравнительный анализ качественного состава питания двух видов обнаруживает значительную степень различия (самый высокий показатель перекрывания ниш — по растительной пище — составляет всего лишь 37,84%). Такая ситуация может быть объяснима, если учесть результаты анализа наличия в рационе куницы каменной объектов, связанных с хозяйственной деятельностью человека, добывание которых для куницы лесной достаточно затруднительно.

Беспозвоночные животные, как уже указывалось, при всем своем качественном разнообразии не играют практически никакой заметной роли в питании куниц, поэтому о конкуренции по этой группе говорить не приходится.

По частоте добывания одних и тех же видов позвоночных животных перекрывание трофических ниш довольно значительно. Однако конкурентное напряжение в данном случае снижается за счет того, что основными «поставщиками» потребляемой биомассы у двух видов являются различные объекты питания.

Таблица 4. Степень перекрывания трофических ниш куниц каменной и лесной, %

Table 4. Stone and pine marten trophic niches overlap degree, %

Группа трофических объектов	Качественное сходство	Количественное сходство	
		по встречаемости	по биомассе
Растительные объекты	37,84	56,52	68,11
Беспозвоночные животные	14,55	5,96	10,1
Позвоночные животные	35,9	61,13	16,13
Среднее по группам	29,67	41,2	31,45

Наиболее сильная конкуренция наблюдается по ограниченному набору пищевых объектов, которые по встречаемости занимают значительную часть в рационе обоих видов. Из объектов растительного происхождения к таковым относятся различные виды травянистых растений, плоды груши, побеги и листья деревьев и кустарников. При охоте на позвоночных животных оба вида в сходной мере отдают предпочтение полевке рыжей и различным видам мелких воробьиных птиц (в частности, коньку лесному) и их кладкам яиц.

Заключение

Для куниц рода *Martes*, обитающих в экосистемах степной зоны Украины, в общих чертах характерны особенности питания популяций из других ареалов. Некоторое географическое своеобразие питания куницы лесной определяется отсутствием в данном регионе ее традиционного для бореальных лесов пищевого объекта — белки (на Днепропетровщине этот вид является акклиматизированным и приурочен к урболандшафтам). Тем не менее, можно сделать вывод, что в условиях экстразональных лесных экосистем куница лесная в достаточном количестве находит необходимые для своего существования пищевые ресурсы и способна формировать значительную трофическую нишу. Спектр питания этого хищника в основном складывается за счет объектов, приуроченных к лесным экосистемам. У куницы каменной, тесно связанной с поселениями человека и агроценозами, расширение спектра кормовой базы происходит за счет плодов культурных растений, а также домашних и синантропных животных.

Трофические ниши куниц каменной и лесной в условиях лесных экосистем степной зоны Украины формируются на основе достаточно широкого спектра пищевых ресурсов. Встречаемость их в рационе двух видов позволяет сделать вывод, что куницы не проявляют ярко выраженной специализации по добыче отдельных объектов. Свойственная этим хищникам стратегия добычи пищи позволяет одновременно успешно охотиться на различные виды позвоночных и беспозвоночных животных, а также активно использовать растительные корма. Однако при широком качественном спектре трофических объектов некоторые из них являются, несомненно, более выгодными, что определяет значительную их долю в потребляемой биомассе. Основную долю потребляемой обоими видами биомассы составляют позвоночные животные, прежде всего мелкие млекопитающие и воробьиные птицы.

В ходе наших исследований не отмечены случаи совместного обитания двух видов на одной территории и прямых столкновений при встречах. Куницы лесная и каменная четко дифференцированы по местообитаниям: первый вид предпочитает естественные лесные массивы, второй — тяготеет к антропогенному ландшафту. За счет качественных и количественных особенностей питания достигается дополнительное ослабление конкуренции между этими экологически близкими видами. В результате происходит расхождение экологических ниш, достаточное для сосуществования популяций двух видов в пределах одного региона.

Благодарности

Автор приносит искреннюю благодарность В. А. Барсову (ДНУ) и О. Б. Мороз (ДНУ) за неоценимую помощь в определении видовой принадлежности беспозвоночных животных и растительных объектов.

Абеленцев В. И. Куница каменная. Украина и Молдавия // Соболь, куницы, харза. — М. : Наука, 1973 а. — С. 202—213.
Абеленцев В. И. Куница лесная. Украина и Молдавия // Соболь, куницы, харза. — М. : Наука, 1973 б. — С. 161—172.

Бакеев Н. Н. Эколого-географическая характеристика куниц рода Martes и продуктивность их популяций // Соболь, куницы, харза. — М. : Наука, 1973. — С. 5–13.
Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. — М. : Просвещение, 1965. — 384 с.
Болденков С. В., Крайнев Е. Д. Хищные млекопитающие фауны Украинской ССР // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. — М. : Наука, 1979. — С. 15–16.
Булахов В. Л. Трофическая роль хищных млекопитающих в лесных биогеоценозах степной зоны Украины // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. — М. : Наука, 1979. — С. 16–17.
Ватолин Б. А. Размещение и особенности биологии каменной куницы в Брянской области // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. — М. : Наука, 1979. — С. 303–304.
Вейнберг П. И. К питанию куниц на Центральном Кавказе // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. об-ва. — М., 1986. — Т. 3. — С. 87–88.
Граков Н. Н. Куница лесная центральной части Европейской территории СССР // Соболь, куницы, харза. — М. : Наука, 1973. — С. 158–161.
Граков Н. Н. Куница лесная. — М., 1981. — 109 с.
Грибова З. А. Питание лесной куницы в Вологодской области // Тр. Всесоюз. НИИ животного сырья и пушнины. — М., 1958. — Вып. 17. — С. 70–79.
Гулай В. И. Экологические типы каменной куницы на западе Украины // Тез. докл. V съезда Всесоюз. териол. об-ва АН СССР. — М., 1990. — **2**. — С. 228–229.
Данилов П. И., Ивантер Э. В. Куница лесная в Карелии // Вопр. звероводства. — 1967. — **17**, вып. 4. — С. 179–197.
Добролюбов А. Н. Роль грызунов в питании куниц Тебердинского заповедника // Грызуны : Материалы V Всесоюз. совещ. — М. : Наука, 1980. — С. 328–330.
Донауров С. С., Теплов В. П., Шишкина П. А. Питание лесной куницы в условиях Кавказского заповедника // Тр. Кавказ. заповедника. — 1938. — Вып. 1. — С. 281–314.
Жилин Д. И. К экологии лесной и каменной куниц Закатальского заповедника // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. — М. : Наука, 1979. — С. 316–318.
Коротаев Г. П. Материалы по питанию лесной куницы в Жигулевском заповеднике // Тез. докл. IVсъезда Всесоюз. териол. об-ва. — М., 1986 а. — 3. — С. 99–101.
Коротаев Г. П. Некоторые материалы по экологии и состоянию популяции лесной куницы в Жигулевском заповеднике // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны : Тез. докл. Всесоюз. совещ. — М., 1986 б. — Ч. 2. — С. 114–116.
Кочкарев П. В. Куница каменная Таджикистана в условиях антропогенного воздействия // Прикладная этология : Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. — М. : Наука, 1983. — С. 156–157.
Лобачев Ю. С. Экология каменной куницы на юго-востоке Казахстана // Тр. Ин-та зоологии. — Алма-Ата, 1973. — С. 107–134.
Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Аспекты современной экологии и основные направления развития экологии млекопитающих на Украине // Вестн. зоологии. — 1985. — № 4. — С. 3–14.
Морозов В. Ф. Внутривидовые группировки лесной куницы на Северо-Западе СССР // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. — М. : Наука, 1979. — С. 329–330.
Насекомоядные в питании лесной куницы / Т. В. Плешак, В. П. Береснева, А. Д. Ердакова и др. // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. — М. : Наука, 1979. — С. 335–336.
Насимович А. А. Экология лесной куницы // Тр. Лапландского заповедника. — 1948. — Вып. 3. — С. 81–105.
Насимович А. А., Абеленцев В. И. Куница каменная. Прочие районы Европейской территории СССР // Соболь, куницы, харза. — М. : Наука, 1973. — С. 219–220.
Новиков Г. А. К экологии каменной куницы в лесостепных дубравах // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1962. — **67**, вып. 6. — С. 5–16.
Новиков Г. А. Теоретические основы и методы изучения питания и трофических связей млекопитающих и птиц // Биоценотические отношения организмов. — Л. : ЛГУ, 1976. — С. 45–65.
Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. — 295 с.
Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М., 1982. — 287 с.
Полежаев Н. М. Популяция лесной куницы на юге Коми АССР // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. — М. : Наука, 1979. — С. 336–337.
Полушина Н. А. Куньи в культурных ландшафтах Западной Украины // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. — М. : Наука, 1979. — С. 337–338.

Полушина Н. А., Боднар Б. Н., Боровец Е. Я. Хищники в антропогенных ландшафтах Прикарпатья // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. об-ва. — М., 1986. — **3**. — С. 18–20.
Рябов Л. С. Куница каменная в городе Воронеже // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1977. — **81**, вып. 3. — С. 12–22.
Рябов Л. С. Каменная и лесная куницы в Воронежской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1976. — **81**, вып. 4. — С. 24–37.
Рябов Л. С., Синельников С. Ф. Особенности питания каменной куницы в Центральном Черноземье как нового урбанофильного вида // Экология. — 1987.— № 1. — С. 77–79.
Сержанин Ю. И. Куница лесная Белоруссии // Соболь, куницы, харза. — М. : Наука, 1973. — С. 155–158.
Сулик В. Г. Куньи Луганского заповедника и его окрестностей // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. — М. : Наука, 1979. — С. 343–344.
Терновский Д. В. Биология куницеобразных. — Новосибирск : Наука, 1977. — 280 с.
Фауна позвоночных Днепропетровщины / В. Л. Булахов, А. А. Губкин, О. М. Мясоедова и др. — Днепропетровск : Изд-во ДГУ, 1984. — 68 с.
Язан Ю. П. О морфологии и экологии куницы, соболя и кидаса Печорской тайги // Зоол. журн. — 1962. — **41**, вып. 8. — С. 1241–1246.
Alatalo R. V., Alatalo R. H. On the measurement of niche overlap // Aquilio. Ser. Zool. — 1979. — **20**. — P. 26–32.
Comparison des regimes alimentaries de la fouine (Martes foina Erxl.) et de la martre (Martes martes L.) dans une region du Jura suisse / Marchesi P., Lachat N., Lienhard R. et al. // Rev. suisse zool. — 1989. — **96**, N 2. — P. 281–296.
McDonald R. A. A rewiew of the diet of British mustelids // Abstr. of 3rd Europ. Congr. of Mammalogy. — Finland, 1999. — P. 168.
Pielou E. C. Niche width and niche overlap: A method for measuring them // Ecology. — 1972. — **53**, N 4. — P. 687–692.
Ricklefs R. E., Lau M. Bias and dispersion of overlap indices: Results of some Monte Carlo simulation // Ecology. — 1980. — **65**, N 5. — P. 1019–1024.